

УДК 569.324.3:551.793(477.75)

КРУПНЫЙ ДИКОБРАЗ *HYSTRIX REFOSSA* (RODENTIA, HYSTRICIDAE) ИЗ РАННЕПЛЕЙСТОЦЕНОВОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ТАВРИДА В КРЫМУ

© 2021 г. Академик РАН А. В. Лопатин^{1,*}

Поступило 27.04.2021 г.

После доработки 31.05.2021 г.

Принято к публикации 31.05.2021 г.

Остатки крупных дикобразов (неполный череп, черепные и нижнечелюстные фрагменты, изолированные зубы и кости посткраниального скелета) из раннеплейстоценового пещерного местонахождения Таврида в центральном Крыму (Белогорский район, пос. Зуя) отнесены к виду *Hystrix (Hystrix) refossa* Gervais, 1852, ранее из Крыма не известному. На основании стадий прорезывания, смены и стирания нижних зубов установлено присутствие в выборке особей шести возрастных групп – от ювенильной до сенильной. Одна нижнечелюстная кость демонстрирует прижизненную утрату щечных зубов, предположительно связанную с аномальным недоразвитием их корней и альвеол.

Ключевые слова: *Hystrix refossa*, Hystricidae, Rodentia, дикобразы, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида, возрастные группы, зубные аномалии

DOI: 10.31857/S2686738921050206

В 2019 г. мной были описаны остатки мелкого дикобраза *Hystrix (Acanthion) vinogradovi* Argurov, 1941, обнаруженные годом ранее в раннеплейстоценовом пещерном местонахождении Таврида в центральном Крыму (Белогорский район, пос. Зуя) [1]. Сборы 2020 г. в южном коридоре пещеры Таврида дополнили коллекцию ископаемых позвоночных новыми материалами по *H. (A.) vinogradovi* и многочисленными находками остатков еще одного вымершего вида дикобразов – крупного *Hystrix (Hystrix) refossa* Gervais, 1852. Этот вид, широко распространенный в плейстоцене Евразии [2–4], в Крыму ранее известен не был. Указание [4, табл. 1] на находку зубов *H. refossa* в нижнем плейстоцене м. Тарханкут (оригинальное определение [5] – *Hystrix* sp.) ошибочно – судя по мелким размерам [5], эти остатки принадлежат *H. (A.) vinogradovi* [1].

Описанный ниже материал по *H. refossa* из пещеры Таврида хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в Москве. Терминология зубных структур по [1], обозначения стадий стирания зубов по [6, 7]. Размеры в мм. Обозначения: AL – альвеолярная длина, AW – альвеолярная ширина, DL – длина диастемы, L – наибольшая длина, LD – продольный

диаметр, OL – окклюзиальная длина, OW – окклюзиальная ширина, TD – поперечный диаметр, W – наибольшая ширина; *n* – число экземпляров, μ – среднее значение; dex – правый, sin – левый.

Отряд Rodentia Bowdich, 1821

Семейство Hystricidae Fischer von Waldheim, 1817

Подсемейство Hystricinae Fischer von Waldheim, 1817

Род *Hystrix* Linnaeus, 1758

Подрод *Hystrix* Linnaeus, 1758

Hystrix (Hystrix) refossa Gervais, 1852

Hystrix refossa: [8, с. 8, табл. 48, фиг. 11].

Г о л о т и п – Лаборатория палеонтологии Национального музея естественной истории, Париж; фрагмент правой нижнечелюстной кости с P_4 и альвеолами M_1 [2, табл. I, фиг. 1a, 1b]; Франция, Перье, Этуэр (Les Etouaires); верхний плиоцен, MN16b.

О п и с а н и е (рис. 1–4). Дикобраз крупных размеров с гипсодонтными зубами. Череп с умеренно высокой выпуклой крышей лобной области, с относительно высоким и широким затылком (экз. ПИН, № 5644/555; рис. 1, табл. 1). Носовые кости умеренно длинные, достигают уровня переднего корня скуловых дуг (сохранилась область носо-лобных швов). Передний корень скуловой дуги расположен антеролатеральнее P^4 . Лобные кости длинные, лобно-теменные

¹ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: alop@paleo.ru

Таблица 1. Размеры (в мм) черепа *Hystrix refossa* Gervais, 1852 из нижнего плейстоцена пещеры Таврида, Крым (dex – правый; sin – левый)

Параметр	Экземпляр ПИН, №		
	5644/555	5644/500	5644/550
Длина лобных костей	55.9	–	–
Длина теменных костей (от лобно-теменного шва до заднего края затылочного гребня)	36.0	30.5	42.4
Длина сагиттального гребня	20.8	21.0	23.7
Расстояние от заднего края твердого неба до затылочных мышелков	78.0	–	–
Расстояние от переднего края P ⁴ до заднего края твердого неба	31.0	–	–
Альвеолярная длина P ⁴ –M ³	38.7 (dex); 39.0 (sin)	–	–
Окклюзиальная длина P ⁴ –M ³	37.7 (dex); 37.8 (sin)	–	–
Расстояние между зубными рядами на уровне P ⁴	13.6	–	–
Расстояние между зубными рядами на уровне M ³	13.1	–	–
Высота черепа над M ³	79.1	–	–
Высота затылка по средней линии	52.6	51.9	55.7
Наибольшая ширина затылка выше foramen magnum	61.5	64.0	68.9
Расстояние между отверстиями наружных слуховых проходов	64.3	64.5	71.0
Наибольшая ширина затылочных мышелков (между наружными краями)	38.3	–	41.7
Наибольшая ширина foramen magnum	18.0	–	19.5

швы находятся намного каудальнее заднего корня скуловых дуг. Теменная область широкая. Сагиттальный гребень высокий, тонкий, сравнительно короткий. Имеется короткая и широкая треугольная площадка позади лобных костей, образованная мощными теменными гребнями, ко-со расходящимися от переднего конца сагиттального гребня. Затылочный гребень резкий. Затылочные мышелки широкие и низкие, длинная ось их сочленовой поверхности субвертикальная. Заднее отверстие подглазничного канала находится на уровне передней части M². На небной части верхнечелюстных костей перед P⁴ имеются большие округлые впадины для *m. buccinator* [см. 9]. Передний край небо-верхнечелюстного шва расположен на уровне средней части M². Задний край твердого неба находится на уровне передней части M³.

Верхние щечные зубные ряды параллельны друг другу (рис. 16), по длине P⁴ = M² > M¹ > M³. P⁴ в нестертом (экз. ПИН, № 5644/502) и слабо стертом (экз. ПИН, № 5644/555) состоянии имеет замкнутые парафлексии и постфлексии и широко открытые переднюю мезофлексию и гипофлексию. Антерофлексия (складка, выходящая на переднюю сторону) и задняя мезофлексия открыты на нестертом зубе. Передняя мезофлексия

лингвальным краем касается эмалевой стенки гипофлексии либо объединяется с этой складкой. Постфоссетта и задняя мезофоссетта соединены с лингвальной мезофоссеттой и образуют вместе с ней единую фоссетту подковообразной формы. На нестертом P⁴ лингвальная эмалевая высота коронки превосходит длину жевательной поверхности в 2.3 раза, а высота гипострии составляет менее 20% от лингвальной эмалевой высоты коронки.

На значительно стертых M¹ (стадия стирания D) либо все складки замкнутые, либо остаются открытыми гипофлексия и передняя мезофлексия при очень коротких бороздках на соответствующих боковых сторонах (экз. ПИН, № 5644/555). Постфоссетта обособлена от более передней по положению загнутой назад фоссетты, объединяющей заднюю мезофоссетту и лингвальную мезофоссетту. На M² сходного строения гипофлексия открытая, передняя мезофлексия имеет узкий выход или замкнутая, эмалевые стенки задней мезофлексии сомкнуты у выхода, но при этом сохраняется четкая лабиальная бороздка (задняя мезострия). Парафоссетта слегка изогнута вперед и сужена в средней части. Для M³ характерно наличие замкнутых гипофоссетты, парафоссетты и постфоссетты при открытых передней мезофлексии и задней мезофлексии. Парафоссетта сужена в

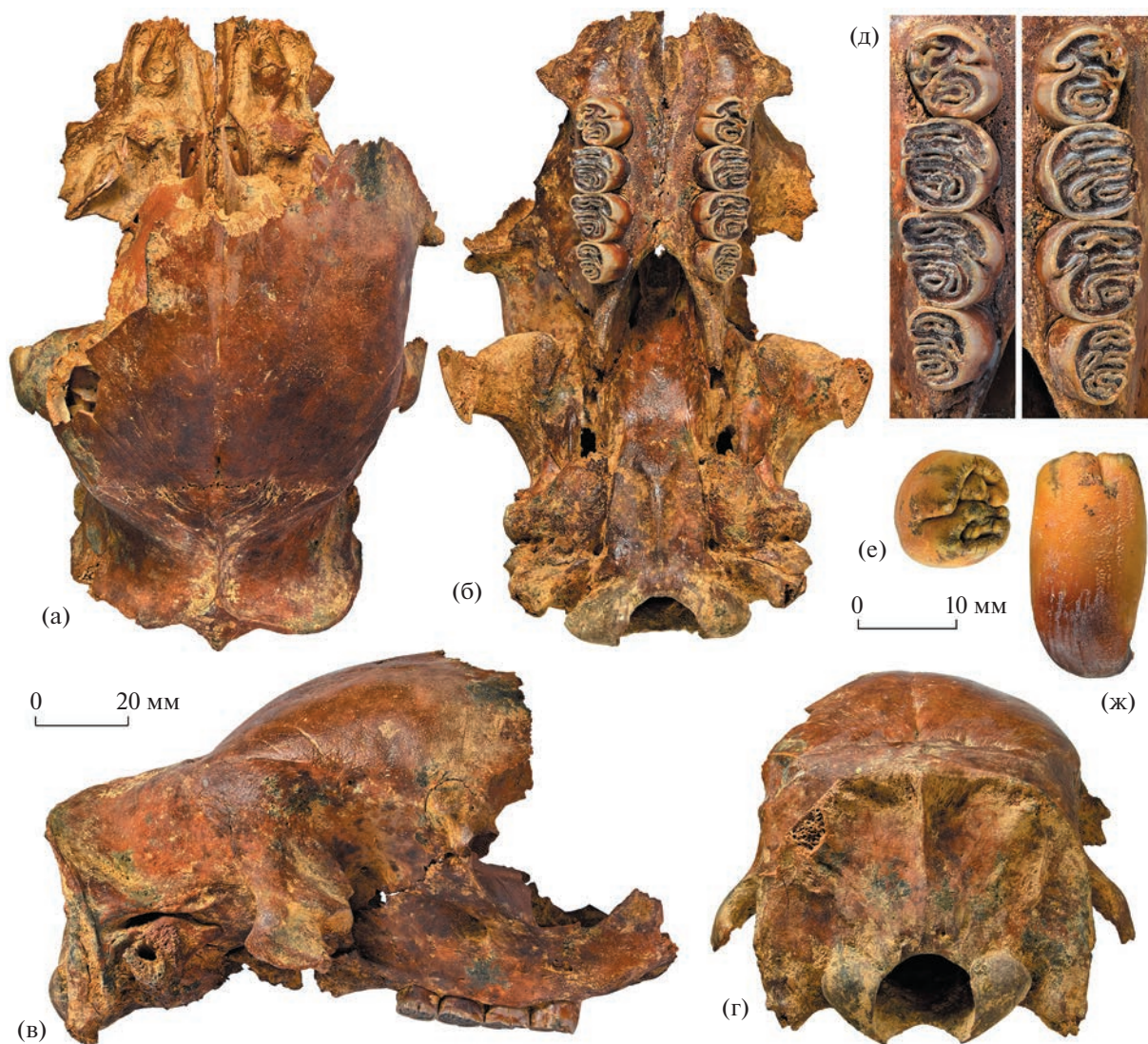


Рис. 1. *Hystrix refoffa* Gervais, 1852: а–д – экз. ПИН, № 5644/555, неполный череп: а – с дорсальной стороны, б – с вентральной стороны, в – с правой латеральной стороны, г – с затылочной стороны, д – верхние щечные зубные ряды; е, ж – экз. ПИН, № 5644/502, изолированный нестертый левый Р⁴: е – с окклюзиальной стороны, ж – с лингвальной стороны; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

средней части. Задняя мезофлексия соединена с лингвальной мезофоссеттой, которая дистально объединена с постфоссеттой.

Нижнечелюстная кость массивная, но относительно низкая (рис. 2). Диастема по длине от 64–75% (у молодых особей) до 81–92% длины ряда щечных зубов (табл. 2). Сочленовный отросток немного выше венечного отростка. Венечный отросток с сильно утолщенной вершиной. Крупное подбородочное отверстие расположено у окончания диастемы, близко к дорсальному краю кости. Нижний массетерный гребень высокий, спереди оканчивается под М₁, у некоторых сенильных особей с сильно стертymi щечными зубами достигает середины Р₄ (экз. ПИН, №№ 5644/521,

522). Симфиз простирается назад до уровня задней части нижнего премоляра (DP₄/Р₄). Альвеолярный бугор нижнего резца умеренно вздутый.

DP₄ сравнительно небольшой, с узкой передней частью. Р₄ крупный, массивный, удлиненный. М₁ крупный, но в стертом состоянии уступает по окклюзиальной длине и ширине другим нижним щечным зубам. М₂ крупнее прочих моляров. М₃ относительно узкий в задней части.

У наиболее молодой особи (экз. ПИН, № 5644/524) жевательная поверхность недавно прорезавшегося М₂ ниже таковой М₁ (рис. 2г). М₁ слабо стертый, М₂ в состоянии начального стирания (стадия А/В1). На молярах с лингвальной стороны от-

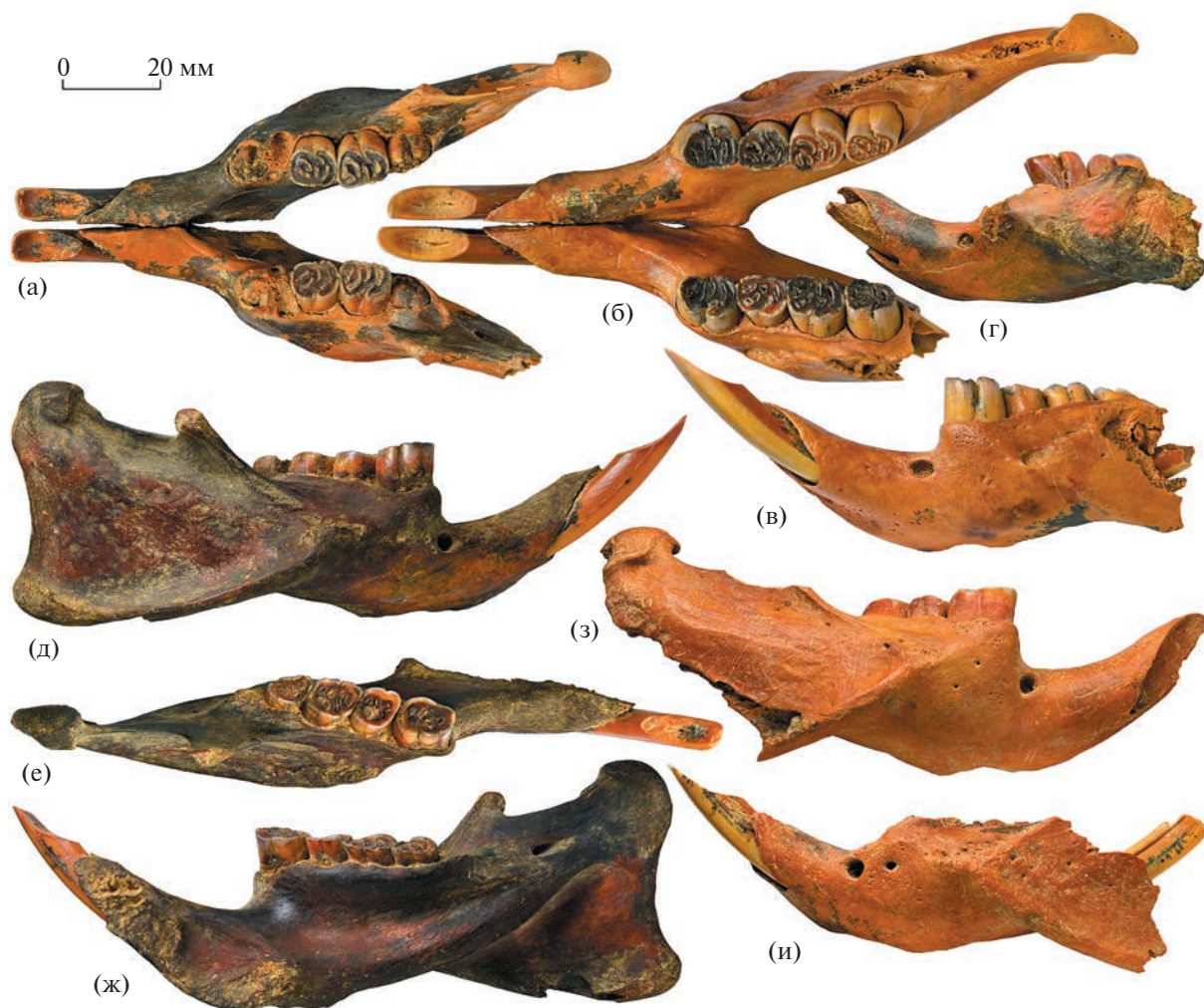


Рис. 2. *Hystrix refossa* Gervais, 1852: а – экз. ПИН, № 5644/503, парные нижнечелюстные кости с I_1 и P_4-M_3 с окклюзиальной стороны; б, в – экз. ПИН, № 5644/504, парные нижнечелюстные кости с I_1 и P_4-M_3 : б – с окклюзиальной стороны, в – левая нижнечелюстная кость с лабиальной стороны; г – экз. ПИН, № 5644/524, левая нижнечелюстная кость с I_1 и M_1-M_2 с лабиальной стороны; д–ж – экз. ПИН, № 5644/525, правая нижнечелюстная кость с I_1 и P_4-M_3 : д – с лабиальной стороны, е – с окклюзиальной стороны, ж – с лингвальной стороны; з – экз. ПИН, № 5644/509, правая нижнечелюстная кость с P_4-M_2 с лабиальной стороны; и – экз. ПИН, № 5644/531, левая нижнечелюстная кость с I_1 с лабиальной стороны; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

крыты три складки – передний мезофлексид, задний мезофлексид и постерофлексид (рис. 3а).

На стадии В1/В2 (экз. ПИН, №№ 5644/526, 527, 534, 536) DP_4 сильно стертый, M_1 и M_2 слабо стертые, M_3 в состоянии прорезывания, едва выступает над альвеолой (рис. 3б–3г). На DP_4 (экз. ПИН, № 5644/526) шесть маленьких эмалевых островков (по три на передней и задней долях жевательной поверхности). На M_1 передний мезофлексид имеет узкий выход или замкнут, изолирован или соединен с антерофоссеттидом в единую складку подковообразной формы; лабиальный мезофоссеттид имеет обособленное положение; задний мезофлексид и гипофлексид разобщены; постерофлексид имеет узкий выход или замкнут.

На M_2 открытый передний мезофлексид в лабиальной части сообщается с круговым фоссеттидом, полностью окружающим центральный конид; задний мезофлексид с широким выходом, лабиально может быть связан с круговым фоссеттидом (экз. ПИН, №№ 5644/527, 534); широкий постерофлексид объединен с гипофлексидом.

На экз. ПИН, № 5644/503 (стадия С) в левом и правом зубных рядах DP_4 выпали, P_4 находятся внутри альвеол, правый P_4 в состоянии начального прорезывания (рис. 3д, 3е). M_1 сильно стертые, с пятью эмалевыми островками и гипофлексидом. M_2 умеренно стертые, имеют три незамкнутые складки – глубокий гипофлексид, хорошо развитый задний мезофлексид и постерофлексид

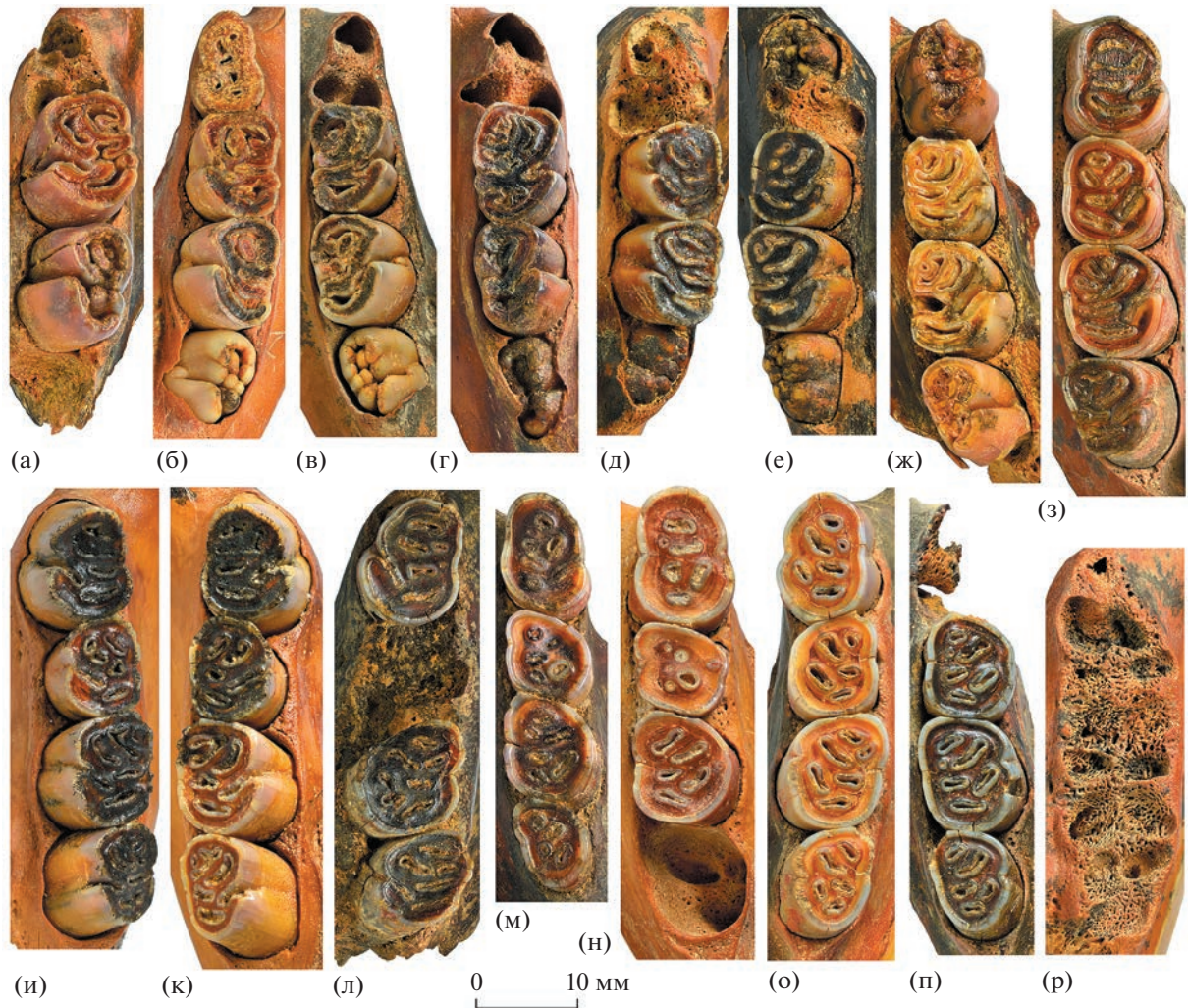


Рис. 3. *Hystrix refoffa* Gervais, 1852, нижние щечные зубные ряды разных стадий стирания с окклюзионной стороны: а – экз. ПИН, № 5644/524, левые M_1-M_2 (стадия A/B1), альвеолы DP_4 и M_3 ; б – экз. ПИН, № 5644/526, левые DP_4-M_3 (стадия B1/B2); в – экз. ПИН, № 5644/527, правые M_1-M_3 (стадия B1/B2), альвеолы DP_4 ; г – экз. ПИН, № 5644/534, правые M_1-M_3 (стадия B1/B2), альвеолы DP_4 ; д, е – экз. ПИН, № 5644/503, левые M_1-M_3 (P_4 внутри альвеолы) и правые P_4-M_3 (стадия C); ж – экз. ПИН, № 5644/535, правые P_4-M_3 (стадия C/D1); з – экз. ПИН, № 5644/512, правые P_4-M_3 (стадия D1); и, к – экз. ПИН, № 5644/504, левые и правые P_4-M_3 (стадия D2); л – экз. ПИН, № 5644/522, левые P_4 и M_2-M_3 (стадия D2/E), альвеолы M_1 ; м – экз. ПИН, № 5644/525, правые P_4-M_3 (стадия D2/E); н – экз. ПИН, № 5644/509, правые P_4-M_2 (стадия E), альвеола M_3 ; о – экз. ПИН, № 5644/521, левые P_4-M_3 (стадия E); п – экз. ПИН, № 5644/523, правые M_1-M_3 (стадия E), альвеолы P_4 ; р – экз. ПИН, № 5644/531, частично заросшие альвеолы левых P_4-M_3 ; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

с узким устьем. Коронка M_3 в состоянии прорезывания возвышается над лабиальной стенкой альвеолы, но ниже ее лингвальной стенки.

На экз. ПИН, № 5644/535 (стадия C/D1) P_4 полностью прорезавшийся, практически не стертый (рис. 3ж). M_1 с пятью замкнутыми долинками и глубоким гипофлексидом. Передний мезофоссеттид слит с лабиальным мезофоссеттидом в единую долинку. На M_2 открыты гипофлексид и задний мезофлексид, постерофоссеттид замкнут. В передней половине жевательной поверхности находятся две крупных замкнутых долинки и ма-

ленький эмалевый островок. M_3 в состоянии начального стирания.

Стадия D1 (экз. ПИН, № 5644/512) характеризуется замкнутыми долинками при сохранении глубоких гипофлексидов на P_4-M_2 . На P_4 четыре обширных субпоперечных долинки, на M_1 – пять сравнительно небольших долинки, на M_2 – три мелких эмалевых островка в антеролингвальной части, косая длинная долинка постеролабиальнее от них и две широкие субпоперечные долинки в задней части жевательной поверхности (рис. 3з).



Рис. 4. *Hystrix refossa* Gervais, 1852: а, б – экз. ПИН, № 5644/508, левая бедренная кость: а – с передней стороны, б – с задней стороны; в–е – экз. ПИН, № 5644/510, правая бедренная кость: в – с передней стороны, г – с медиальной стороны, д – с задней стороны, е – с латеральной стороны; ж–л – экз. ПИН, № 5644/511, левая бедренная кость: ж – с передней стороны, з – с медиальной стороны, и – с задней стороны, к – с латеральной стороны, л – то же, следы (ямки и бороздки) зубов хищника; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

На M_3 узкие выходы имеют задний мезофлексид и постерофлексид, гипофлексид глубокий.

На экз. ПИН, № 5644/504 левый и правый нижние зубные ряды демонстрируют стадию стирания D2 (рис. 3и, 3к). На P_4 четыре эмалевых долинки и незамкнутый гипофлексид; на M_1 – пять эмалевых складок (на левом зубе замкнутый гипофоссетид, на правом зубе выположенный гипофлексид с узким устьем, совмещенным с короткой бороздкой на лабиальной стороне); на M_2 – четыре-

пять эмалевых островков и глубокий гипофлексид; на M_3 – пять эмалевых островков и гипофлексид.

На стадии D2/E (экз. ПИН, №№ 5644/522, 525) гипофлексид сохраняется на P_4 и M_3 (или только на P_4), но замкнут в гипофоссетид на M_1 и M_2 (рис. 3л, 3м).

На заключительной стадии E (экз. ПИН, №№ 5644/509, 521, 523) все эмалевые долинки (обычно их пять-шесть) замкнутые и имеют небольшие размеры (рис. 3н–3п).

Таблица 2. Размеры (в мм) нижних зубов и нижнечелюстной диастемы *Hystrix refoffa* Gervais, 1852 из нижнего плейстоцена пещеры Таврида, Крым (AL — альвеолярная длина; DL — длина диастемы; LD — продольный диаметр; OL — окклюзиальная длина; OW — окклюзиальная ширина; TD — поперечный диаметр; dex — правая кость; sin — левая кость)

Экземпляр ПИН, № (стадия стирания)	Зубной ряд и диастема	Зубы (резец: LD × TD; щечные зубы: OL × OW)
5644/524 (A/B1)	DL: 30.0	M ₁ — 11.8 × 9.1
5644/526 (B1/B2)	AL DP ₄ –M ₃ : 41.3; DL: 29.3	DP ₄ — 9.9 × 7.1; M ₁ — 10.6 × 7.8; M ₂ — 10.7 × 7.0
5644/527 (B1/B2)	AL DP ₄ –M ₃ : 41.6	M ₁ — 10.9 × 7.6; M ₂ — 10.8 × 7.2
5644/534 (B1/B2)	AL DP ₄ –M ₃ : 43.5; DL: 28.0	M ₁ — 11.8 × 8.5; M ₂ — 10.0 × 6.5
5644/536 (B1/B2)	—	M ₁ — 11.8 × 8.0
5644/503 (C)	AL DP ₄ –M ₃ : 44.0 (dex), 40.1 (sin); DL: 32.9 (dex), 34.5 (sin)	I ₁ : 7.5 × 6.6 (dex), 7.6 × 6.7 (sin); M ₁ : 10.3 × 8.1 (dex), 10.0 × 8.2 (sin); M ₂ : 11.0 × 8.5 (dex), 11.0 × 8.1 (sin); M ₃ : 9.0 × 6.5 (dex)
5644/535 (C/D1)	AL P ₄ –M ₃ : 44.0; OL P ₄ –M ₃ : 41.7; DL: 33.5	I ₁ — 8.6 × ?; P ₄ — 11.0 × 7.2; M ₁ — 10.0 × 8.1; M ₂ — 11.0 × 8.2; M ₃ — 9.5 × 6.1
5644/512 (D1)	AL P ₄ –M ₃ : 46.2; OL P ₄ –M ₃ : 43.0; DL: 33.5	P ₄ — 12.0 × 8.8; M ₁ — 10.5 × 9.2; M ₂ — 11.1 × 9.6; M ₃ — 9.5 × 8.0
5644/504 (D2)	AL P ₄ –M ₃ : 46.5 (dex), 45.0 (sin); OL P ₄ –M ₃ : 42.7 (dex), 42.0 (sin); DL: 38.2 (dex), 39.4 (sin)	I ₁ — 8.0 × 7.0 (dex, sin); P ₄ — 11.5 × 8.8 (dex), 11.5 × 8.6 (sin); M ₁ : 10.2 × 8.0 (dex), 10.3 × 8.0 (sin); M ₂ : 11.5 × 8.8 (dex), 11.7 × 9.2 (sin); M ₃ : 10.4 × 7.8 (dex), 10.0 × 7.9 (sin)
5644/522 (D2/E)	AL P ₄ –M ₃ : 46.0; OL P ₄ –M ₃ : 42.4	P ₄ — 13.0 × 9.8; M ₂ — 11.0 × 11.0; M ₃ — 9.7 × 9.6
5644/525 (D2/E)	AL P ₄ –M ₃ : 39.2; OL P ₄ –M ₃ : 38.5; DL: 36.2	P ₄ — 11.5 × 8.6; M ₁ — 7.9 × 8.7; M ₂ — 9.9 × 8.8; M ₃ — 9.0 × 7.1
5644/509 (E)	AL P ₄ –M ₃ : 42.9; DL: 38.5	P ₄ — 13.4 × 10.0; M ₁ — 8.2 × 9.4; M ₂ — 10.6 × 9.7
5644/521 (E)	AL P ₄ –M ₃ : 44.5; OL P ₄ –M ₃ : 42.4; DL: 35.9	P ₄ — 12.8 × 9.0; M ₁ — 9.7 × 8.7; M ₂ — 11.0 × 10.0; M ₃ — 9.8 × 8.0
5644/523 (E)	AL P ₄ –M ₃ : 45.0; DL: 28.5	I ₁ — 8.6 × 7.3; M ₁ — 10.2 × 8.6; M ₂ — 11.5 × 9.0; M ₃ — 10.0 × 7.9
5644/531 (без щечных зубов)	AL P ₄ –M ₃ : ~38.8	I ₁ — 8.8 × 7.6

Кости посткраниального скелета массивные, крупные. Бедренная кость (рис. 4) относительно широкая в диафизе, с крупной головкой, характерной относительно короткой шейкой, широким большим вертелом, мощными малым вертелом и межвертельным гребнем и массивным дистальным эпифизом — как у молодых (рис. 4а, 4б), так и у взрослых особей.

Размеры черепа приведены в табл. 1, нижней челюсти и зубов — в табл. 2, бедренной кости — в табл. 3.

Экз. ПИН, № 5644/555, OL × OW: P⁴ — 9.8 × 7.8 (dex), 10.0 × 8.0 (sin); M¹ — 9.9 × 9.5 (dex), 9.8 × 9.6 (sin); M² — 10.1 × 9.6 (dex), 10.3 × 9.8 (sin); M³ — 8.7 × 7.0 (dex), 8.8 × 7.0 (sin). Экз. ПИН,

№ 5644/501: AL DP⁴–M³ — 37.0; AL × AW: DP⁴ — 8.5 × 11.5, M¹ — 9.0 × 10.0, M² — 9.5 × 9.8, M³ — 9.5 × 7.7.

I¹ (экз. ПИН, № 5644/544): LD — 8.9, TD — 7.5. Стертый DP⁴ (экз. ПИН, № 5644/532): OL — 11.1, OW — 14.1. Нестертый P⁴ (экз. ПИН, № 5644/502): OL — 10.0; L — 11.8; OW — 7.8; W — 10.0; лингвальная эмалевая высота коронки — 23.2; высота гипострии — 4.0.

Нижнечелюстные кости: длина от переднего края резца до заднего края сочленовного отростка — 110.5 (экз. ПИН, № 5644/503, dex), 125.5 (экз. ПИН, № 5644/504, dex), 140.0 (экз. ПИН, № 5644/525); высота в сочленовном отростке — 41.2 (экз. ПИН, № 5644/534), 47.7 (экз. ПИН, № 5644/512), 50.8

Таблица 3. Размеры (в мм) бедренной кости *Hystrix refossa* Gervais, 1852 из нижнего плейстоцена пещеры Таврида, Крым

Параметр	Экземпляр ПИН, №		
	5644/508	5644/510	5644/511
Длина от головки до края дистального эпифиза	135.6	~148.0	151.0
Поперечный диаметр головки	21.3	25.8	24.7
Минимальный поперечный диаметр диафиза	20.0	22.1	21.9
Минимальный передне-задний диаметр диафиза	13.5	15.0	14.8
Максимальный передне-задний диаметр дистального эпифиза	43.0	44.5	40.9

(экз. ПИН, № 5644/525); высота с лингвальной стороны под DP_4/P_4 – 22.2–31.9, под M_1 – 22.6–29.2 ($n = 15$); толщина спереди от нижнего массивного гребня – 12.5–17.1 ($n = 15$).

Изменчивость. Отмеченные выше стадии прорезывания, смены и стирания зубов (рис. 3) позволяют разделить нижнечелюстной материал из пещеры Таврида на возрастные группы. Смена DP_4 на P_4 у современных дикобразов рода *Hystrix* происходит в возрасте около 1.5 лет, когда они достигают половой зрелости; с этой онтогенетической стадией соотносится стадия зубного стирания С [8]. По аналогии с современными *H. cristata* Linnaeus, 1758 и *H. africae australis* Peters, 1852 стадии А, В1, В2, D1, D2, Е сопоставляются соответственно с возрастными группами 0–5, 5–8, 8–18, 18–30, 30–48 мес и 4–12 лет [8]. С учетом данных по зубным возрастным классам *H. africae australis* [10, табл. 1], описанные выше стадии *H. refossa* рассматриваются в пределах шести возрастных групп: 5–6 мес (А/В1, ювенильные особи), 8–11 мес (В1/В2, молодые неполовозрелые особи), 18–23 (С, С/Д1), 24–30 (D1), 30–48 (D2) мес (С–D2, взрослые особи) и 4–12 лет (D2/Е, Е, стареющие взрослые и сенильные особи).

Нижнечелюстные кости более возрастных особей характеризуются большей общей длиной (стадия С – 110.5; стадия D2 – 125.5; стадия D2/Е – 140.0), более длинной диастемой (табл. 2), большей высотой в сочленовном отростке (стадия В1/В2 – 41.2; стадия D1 – 47.7; стадия D2/Е – 50.8) и на уровне передних щечных зубов (стадии А/В1 и В1/В2: под DP_4/P_4 – 22.2–25.6, под M_1 – 22.6–24.1; стадии С–Е: под DP_4/P_4 – 25.0–31.9, под M_1 – 26.5–29.2), а также большей массивностью и толщиной горизонтальной ветви (стадии А/В1 и В1/В2 – 12.5–13.7; стадии С–Е – 14.1–17.1).

Экз. ПИН, № 5644/531 (рис. 2и, 3р) демонстрирует аномально неглубокие альвеолы выпавших левых P_4 – M_3 , частично заполненные пористой костной тканью. Особенно сильно выполо-

жена лунка M_1 . Очевидно, данная особь при жизни утратила все щечные зубы в левой половине нижней челюсти, и зубные лунки начали заживать. Судя по размерам (высота горизонтальной ветви под P_4 – 29.0, под M_1 – 28.0, толщина – 16.2), это животное принадлежало к взрослой возрастной группе, однако причина выпадения у него щечных зубов неясна. Признаков периодонтита или травмы нет. С территории Сицилии (Италия) описан череп взрослого самца современного дикобраза *H. cristata* (Музей естественной истории Феррары, экз. № 21В) с зубными лунками левых P^4 – M^2 аномально малой глубины (сами зубы утрачены при жизни) [11, рис. 2, 3]. В нижней челюсти отсутствуют правый P_4 и его альвеола, а оба M_1 , их корни и лунки сильно редуцированы (причем левый M_1 выпал при жизни). Можно предположить, что в обоих случаях (экз. № 21В; экз. ПИН, № 5644/531) из-за генетических отклонений сформировались аномально короткие зубные корни, что привело к прижизненной утрате щечных зубов с последующим частичным зарастанием (цикатризаацией) зубных лунок [см. 11, с. 223].

Сравнение и замечания. Согласно Д. Ван Веерсу [3], синонимами *H. refossa* являются *H. major* Gervais, 1859 (плейстоцен, Европа), *H. crassidens* Lydekker, 1886 (плейстоцен, Индия), *H. etrusca* Bosco, 1898 (ранний плейстоцен, Европа), *H. angressi* Frenkel, 1970 (поздний плейстоцен, Израиль), *H. gigantea* Van Weers, 1985 (поздний плейстоцен, Ява, Индонезия) и *H. magna* Pei, 1987 (плейстоцен, Китай). *H. makapanensis* Greenwood, 1958 из плио-плейстоцена Южной и Восточной Африки, также иногда рассматривавшийся как синоним *H. refossa* [2], в настоящее время обычно считается самостоятельным видом [12]. *H. refossa* четко отличается от других плейстоценовых дикобразов сочетанием крупных размеров и гипсодонтных щечных зубов. По степени гипсодонтности крупный дикобраз из Крыма (отношение эмалевой высоты коронки к длине жевательной

Таблица 4. Размеры (в мм) зубов *Hystrix refoffa* Gervais, 1852 из плейстоцена Европы и Передней Азии (AL – альвеолярная длина; OL – окклюзиальная длина; *n* – число экземпляров; μ – среднее значение)

Параметр	Крым: пещера Таврида	Италия: Вальдарно [2], Пирро-Норд [18]	Израиль: пещера Геула [6, 7]
AL P ⁴ –M ³	37.0–39.0 (<i>n</i> = 3, μ = 38.2)	37.0–40.3 (<i>n</i> = 2, μ = 38.7) [2]	37.7–39.5 (<i>n</i> = 4, μ = 38.7)
OL P ⁴ –M ³	37.7–37.8 (<i>n</i> = 2, μ = 37.75)	39.7 (<i>n</i> = 1) [2]	–
AL P ₄ –M ₃	39.2–46.5 (<i>n</i> = 9, μ = 44.7)	41.1 (<i>n</i> = 1) [2]; 39.8–42.3 (<i>n</i> = 2, μ = 41.0) [18]	37.5–40.6 (<i>n</i> = 9, μ = 38.5)
OL P ₄ –M ₃	38.5–43.0 (<i>n</i> = 7, μ = 41.8)	39.8 (<i>n</i> = 1) [2]; 40.6 (<i>n</i> = 1) [18]	–
OL P ⁴	9.8–11.1 (<i>n</i> = 4, μ = 10.2)	10.6–11.95 (<i>n</i> = 2, μ = 11.3) [18]	9.2–11.0 (<i>n</i> = 24, μ = 10.3)
OL M ¹	9.8–9.9 (<i>n</i> = 2, μ = 9.85)	M ^{1–2} : 6.7–10.85 (<i>n</i> = 13, μ = 9.2) [18]	6.8–10.0 (<i>n</i> = 24, μ = 9.0)
OL M ²	10.1–10.3 (<i>n</i> = 2, μ = 10.2)		7.8–11.0 (<i>n</i> = 29, μ = 9.7)
OL M ³	8.7–8.8 (<i>n</i> = 2, μ = 8.75)	6.7–10.05 (<i>n</i> = 7, μ = 8.9) [18]	7.1–10.5 (<i>n</i> = 28, μ = 9.0)
OL P ₄	11.0–13.4 (<i>n</i> = 8, μ = 12.1)	11.9 (<i>n</i> = 1) [18]	9.2–13.0 (<i>n</i> = 42, μ = 10.9)
OL M ₁	7.9–11.8 (<i>n</i> = 15, μ = 10.3)	M _{1–2} : 8.75–10.4 (<i>n</i> = 2, μ = 9.6) [18]	7.1–10.7 (<i>n</i> = 28, μ = 9.1)
OL M ₂	9.9–11.7 (<i>n</i> = 14, μ = 10.9)		8.4–11.0 (<i>n</i> = 26, μ = 9.7)
OL M ₃	9.0–10.4 (<i>n</i> = 9, μ = 9.65)	9.85–10.5 (<i>n</i> = 3, μ = 10.1) [18]	8.3–11.0 (<i>n</i> = 42, μ = 9.9)

поверхности для нестертого P⁴ – 2.32) входит в интервал значений, свойственных *H. refoffa* (1.5–2.6) [2].

По строению и размерам черепа крупный дикобраз из пещеры Таврида соответствует раннеплейстоценовым *H. refoffa* из Европы [см. 13], но отличается от позднеплейстоценового *H. refoffa* (= *H. angressi*) из Израиля [см. 6, 7]. В числе отмеченных отличий более крупные размеры, субпараллельное положение верхних зубных рядов и субвертикальное положение длинной оси затылочных мышечков. В строении зубов крымский большой дикобраз отличается от израильской формы закрытой парафоссетой на нестертых и слабо стертых P⁴, а также изолированным положением лабиального мезофоссеттида и отсутствием связи заднего мезофлексида с гипофлексидом на слабо стертых M₁.

По длине зубных рядов (AL P⁴–M³ – 37.0–39.0; OL P⁴–M³ – 37.7–37.8; AL P₄–M₃ – 39.2–46.5; OL P₄–M₃ – 38.5–43.0) большой дикобраз из Тавриды соответствует *H. refoffa* (AL P⁴–M³ – 37.0–40.3; OL P⁴–M³ – 39.7; AL P₄–M₃ – 37.5–42.3; OL P₄–M₃ – 39.8–42.0), но в случае нижних зубных рядов превосходит все известные выборки по максимальным и средним значениям [6, 7, 14, 15] (табл. 4). Нужно отметить, что некоторые сводные данные о размерах *H. refoffa* [15, табл. 1] неточны (в частности, окклюзиальная длина P₄–M₃ – 43.5), так как, видимо, частично основаны на экземплярах других крупных вымерших видов дикобразов –

H. primigenia (Wagner, 1848) [см. 2, табл. 2] и *H. depereti* Sen, 2001 [см. 16].

Длина отдельных зубов (P⁴ – 9.8–11.1; M^{1–2} – 9.8–10.3; M³ – 8.7–8.8; P₄ – 11.0–13.4; M_{1–2} – 7.9–11.8; M₃ – 9.0–10.4) в целом отвечает крупным экземплярам *H. refoffa* (длина P⁴ – 8.7–11.95; M^{1–2} – 6.7–11.0; M³ – 6.7–10.5; P₄ – 9.2–13.0; M_{1–2} – 7.1–11.6; M₃ – 8.3–11.0) [6, 7, 15, 17, 18], хотя превосходит их по максимальным и средним значениям P₄ и M_{1–2} (см. табл. 4). Значение изменчивости в размерах следует оценить при получении дополнительных материалов по европейским представителям вида.

Hystrix refoffa примерно на 20% крупнее современных *H. indica* (Kerr, 1792) [4] и *H. cristata* L., 1758. Кроме того, для *H. refoffa* характерны очень массивные кости посткраниального скелета, даже по сравнению с крупными позднемиоценовыми формами *H. primigenia* и *H. depereti*. Вероятно, более тяжелое телосложение (как и гипсодонтные зубы) *H. refoffa* связано с адаптацией к жизни в сухих и открытых ландшафтах [17, 18]. При этом по величине зубов *H. refoffa* уступал *H. depereti* из терминального миоцена Франции (AL P₄–M₃ – 49.5–50.5; OL M_{1–2} – 10.9–14.0, *n* = 10, μ = 12.1), *H. paukensis* из мио-плиоцена Мьянмы (OL P₄ – 15.06; OL M₁ – 11.97; OL M₂ – 11.56; OL M₃ – 11.13) и *Xenohystrix crassidens* из плиоцена Южной и Восточной Африки (OL P₄ – 14.0–17.0, *n* = 3, μ = 15.7; OL M₁ – 14.0; OL M₂ – 14.5) [16, 19, 20].

Остатки нескольких разновозрастных особей *H. refossa* (экз. ПИН, №№ 5644/503, 504, 508) были найдены в пещере Таврида совместно, что позволяет предположить их первичную концентрацию в пределах логова или норы плейстоценовых дикобразов. Часть костей (например, экз. ПИН, №№ 5644/504, 509, 522, 524, 527, 531) несет следы погрызов, видимо, оставленные *H. (A.) vinogradovi* и мелкими грызунами (рис. 2в, 2г, 2з, 2и); очевидно, до захоронения в осадке кости некоторое время оставались на поверхности. Особенно примечательна находка бедренной кости (экз. ПИН, № 5644/511) с явственными отметинами (ямками и бороздками) от зубов хищного млекопитающего (рис. 4ж–4л).

Распространение. Поздний плиоцен (MN16a) – плейстоцен Евразии.

Материал. Из пещеры Таврида неполный череп с обоими рядами щечных зубов (экз. ПИН, № 5644/555), фрагменты черепов (экз. ПИН, №№ 5644/500, 550), фрагмент предчелюстной кости с I¹ (экз. ПИН, № 5644/544), фрагменты верхнечелюстных костей без зубов (экз. ПИН, №№ 5644/501, 543), изолированный DP⁴ (экз. ПИН, № 5644/532), изолированный P⁴ (экз. ПИН, № 5644/502), парные нижнечелюстные кости (экз. ПИН, №№ 5644/503, 504), нижнечелюстные кости и их фрагменты (экз. ПИН, №№ 5644/509, 512, 521–527, 531, 534–536), атлант (экз. ПИН, № 5644/505), эпистрофей (экз. ПИН, № 5644/506), фрагмент плечевой кости (экз. ПИН, № 5644/515), локтевые кости и их фрагменты (экз. ПИН, №№ 5644/507, 513, 516, 519), бедренные кости и их фрагменты (экз. ПИН, №№ 5644/508, 510, 511, 518) и другие кости посткраниального скелета.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен А.В. Лаврову (ПИН), Д.О. Гимранову (Институт экологии растений и животных УрО РАН) и Д.Б. Старцеву (Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского) за сбор материалов в 2020 г., С.В. Багирову и А.М. Кузнецову (ПИН) за помощь в подготовке фотографий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лопатин А.В. Дикобраз *Hystrix (Acanthion) vinogradovi* (Rodentia, Hystricidae) из раннеплейстоценового местонахождения Таврида в Крыму // Доклады Академии наук. 2019. Т. 486. № 6. С. 756–762.
2. Van Weers D.J. The porcupine *Hystrix refossa* Gervais, 1852 from the Plio-Pleistocene of Europe, with notes on other fossil and extant species of the *Hystrix* // Scripta Geologica. 1994. V. 106. P. 35–52.
3. Van Weers D.J. A taxonomic revision of the Pleistocene *Hystrix* (Hystricidae, Rodentia) from Eurasia with notes on the evolution of the family // Contributions to Zoology. 2005. V. 74. № 3/4. P. 301–312.
4. Lazaridis G., Tsoukala E., Maul L.C. The earliest *Hystrix refossa*: a new Early Villafranchian record from Milia (Grevena, Macedonia, Greece) // Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy. 2019. V. 30. № 1. P. 12–18.
5. Тоначевский В.А. Грызуны таманского фаунистического комплекса Крыма. Київ: Наук. думка, 1973. 235 с.
6. Frenkel H. *Hystrix angressi* sp. nov. a large fossil porcupine from the Levallois-Mousterian of the Geula Cave // Israel Journal of Zoology. 1970. V. 19. № 1. P. 51–82.
7. Monchot H., Fernandez P., Gaillard J.-M. Paleodemographic analysis of a fossil porcupine (*Hystrix refossa* Gervais, 1852) population from the Upper Pleistocene site of Geula Cave (Mount Carmel, Israel) // Journal of Archaeological Science. 2012. V. 39. P. 3027–3038.
8. Gervais P. Fossiles dans les alluvions sous-volcanique de la montagne de Perrier, aux environs d'Issoire (Puy-de-Dôme) // Zoologie et paléontologie française. V. 1–3. Paris: A. Bertrand, 1848–1852. P. 1–271.
9. Wang B.Y., Qiu Z.D. New *Hystrix* (Hystricidae, Rodentia) from the Neogene of Linxia Basin, Gansu, China // Vertebrata Palasiatica. 2020. V. 58. № 3. P. 204–220.
10. Van Aarde R.J. Age determination of Cape porcupines, *Hystrix africae australis* // South African Journal of Zoology. 1985. V. 20. № 4. P. 232–236.
11. Angelici F.M., Luiselli L. Extra teeth and dental anomalies in the crested porcupine *Hystrix cristata*, from Sicily // Acta Theriologica. 1999. V. 44. № 2. P. 219–223.
12. Adams J.W. Craniodental and postcranial remains of the extinct porcupine *Hystrix makapanensis* Greenwood, 1958 (Rodentia: Hystricidae) from Gondolin, South Africa // Annals of the Ditsong National Museum of Natural History. 2012. V. 2. № 1. P. 7–17.
13. Bosco C. *Hystrix etrusca* n. sp. // Paleontografia Italica. 1889. V. 4. P. 141–153.
14. Vekua A., Bendukidze O., Bukhsianidze M., et al. Porcupine in the Late Neogene and Quaternary of Georgia // Bulletin of the Georgian National Academy of Sciences. 2010. V. 4. № 3. P. 140–149.
15. Salari L., Sardella R. Il genere *Hystrix* Linnaeus, 1758 in Italia // Atti della Società Toscana di Scienze Naturali, Memorie Ser. A. 2011. V. 116. P. 171–178.
16. Sen S. Early Pliocene porcupine (Mammalia, Rodentia) from Perpignan, France: a new systematic study // Geodiversitas. 2001. V. 23. № 2. P. 303–312.
17. Rook L., Sardella R. *Hystrix refossa* Gervais, 1852 from Pirro Nord (Early Pleistocene, Southern Italy) // Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia. 2005. V. 111. № 3. P. 489–496.
18. Rook L., Sardella R. New data on the Early Pleistocene large sized porcupine from Pirro Nord (Apricena, Apulia, Italy) // Palaeontographica. Abt. A. 2013. V. 298. № 1–6. P. 87–94.
19. Nishioka Y., Zin-Maung-Maung-Thein, Egi N., et al. New *Hystrix* (Mammalia, Rodentia) from the Late Miocene/Early Pliocene of Myanmar // Journal of Vertebrate Paleontology. 2011. V. 31. № 4. P. 919–924.
20. Greenwood M. Fossil Hystricoidea from the Makapan Valley, Transvaal // Palaeontologia Africana. 1955. V. 3. P. 77–85.

**THE LARGE PORCUPINE *HYSTRIX REFOSSA* (RODENTIA, HYSTRICIDAE)
FROM THE EARLY PLEISTOCENE TAURIDA LOCALITY IN CRIMEA****Academician of the RAS A. V. Lopatin^{a, #}**^a *Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*
#e-mail: *alopat@paleo.ru*

The remains of large porcupines (an incomplete skull, cranial and mandibular fragments, isolated teeth and postcranial bones) from the Early Pleistocene Taurida cave locality in central Crimea (Belogorsk district, Zuya village) are referred to the species *Hystrix (Hystrix) refossa* Gervais, 1852, which was not been reported from Crimea previously. Based on the stages of eruption, replacement and attrition of the lower dentition, the presence of individuals of six age categories, from juvenile to senile, was established. One dentary shows an intravital loss of cheek teeth, presumably caused by abnormal development of their roots and sockets.

Keywords: *Hystrix refossa*, Hystricidae, Rodentia, Old World porcupines, Early Pleistocene, Crimea, Taurida cave, age categories, dental anomalies